

外源水杨酸预处理对高温胁迫下白菜耐热性和光合特性的影响

水德聚, 石瑜, 曹亮亮, 杨涛, 汪炳良*

浙江大学蔬菜研究所, 杭州310058

摘要: 采用叶片喷施水杨酸(SA)的方法, 研究高温胁迫下外源SA预处理对‘夏帝’和‘苏州青’2个白菜品种耐热性和光合特性的影响。结果表明: SA预处理降低了高温胁迫下白菜叶片的电解质渗透率、MDA和脯氨酸含量以及净光合速率(P_n), 从而缓解高温对质膜的过氧化伤害, 并且通过提高可溶性糖和可溶性蛋白含量、SOD和POD活性来适应高温环境; 然而SA预处理对气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)的影响在2个品种中变化相反, 而对胞间 CO_2 浓度(C_i)的影响差异不大。与耐热性较强的白菜品种‘夏帝’相比, 耐热性较弱的品种‘苏州青’经SA预处理对缓解高温胁迫的影响效果更为明显。

关键词: 白菜; 高温胁迫; 水杨酸; 抗热性; 光合特性

Effects of Exogenous SA Pretreatment on Thermotolerance and Photosynthesis in Pakchoi under High Temperature Stress

SHUI De-Ju, SHI Yu, CAO Liang-Liang, YANG Tao, WANG Bing-Liang*

Institute of Vegetable Science, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China

Abstract: To study the effects of exogenous salicylic acid pretreatment on thermotolerance and photosynthesis, two pakchoi varieties, ‘Xia-di’ and ‘Suzhou-qing’, were sprayed with salicylic acid (SA) and then subjected to high temperature stress. The results showed that SA pretreatment prevented lipid peroxidation on pakchoi leaves under high temperature stress by reducing the electrolyte leakage, MDA content, proline content and net photosynthetic rate (P_n). Meanwhile, the soluble sugar content, soluble protein content, SOD activity and POD activity increased to make the pakchoi adapt to high temperature. However, two pakchoi varieties showed the opposite trend between stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) after spraying SA, with no significant alteration on intercellular CO_2 concentration (C_i). As compared with heat tolerant cultivar ‘Xia-di’, the effects of SA pretreatment on heat susceptible cultivar ‘Suzhou-qing’ were more significant under high temperature stress.

Key words: pakchoi; high temperature stress; salicylic acid; thermotolerance; photosynthesis

白菜原产我国, 性喜冷凉, 生长适宜温度为15~25 °C, 在夏季高温多雨环境下生长势弱, 死苗率高, 叶片易变黄、腐烂等(陈以博等2010), 夏季高温已成为制约白菜常年供应的重要环境因子。研究高温胁迫对植物伤害的生理机制以及植物抗热性的诱导效应有助于采取相应措施以减轻高温危害, 并有助于耐热品种的筛选, 从而具有重要的理论和实际意义。

大量研究证明, 水杨酸(salicylic acid, SA)作为一种天然的信号分子, 对植物整个生命周期过程中的生理生化变化发挥着重要的调节作用(Janda等1999; Fariduddin等2003)。近年来, SA介导植物对生物和非生物胁迫下的抗性研究越来越受到人们关注, 并发现适宜浓度的SA, 可通过改变活性氧代谢和信号转导途径提高多种植物对病害(Rivas-

San Vicente和Plasencia 2011)、盐害(Idress等2011)、热害(Larkindale等2005)、重金属毒害(Yang等2003; Freeman等2005)等逆境的抗性。Larkindale等(2005)研究发现, 外施SA可以提高植物对高温的忍耐性, 但这种效果因SA的处理浓度而异; 不同植物由于其不同的遗传背景, 高温胁迫下经SA预处理后所表现的生理生化过程也有所不同, 存在着耐热性差异(徐如强等1998; 许桂芳和张朝阳2009)。本试验初步研究耐热性不同的白菜品种经不同浓度SA预处理后在高温胁迫下的生理生化和光合特性的变化, 为探讨高温对白菜的热害机理

收稿 2012-01-16 修订 2012-03-01

资助 宁波市重大科技攻关项目(2010C10012)。

* 通讯作者(E-mail: blwang@zju.edu.cn; Tel: 0571-86971125)。

和SA诱导的抗热机理提供部分依据, 并为耐热白菜品种的选育提供参考依据。

材料与方法

1 试验材料

供试白菜[*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* (L.) Makino var. *communis* (L.) Makino]为生产上表现较耐热的‘夏帝’和不耐热的‘苏州青’2个品种, 种子由杭州市种子总站提供。

2 处理方法

试验于2011年5月在浙江大学蔬菜研究所进行, 白菜种子播种于15孔穴盘中, 用从加拿大进口的发发得商品基质栽培, 生长条件为25 °C/15 °C(昼/夜)、光照强度300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、光周期14 h/10 h。待植株生长至第6片真叶完全展开时, 选取生长健壮、大小一致的植株进行水杨酸(SA)和高温处理。

SA处理: 在进行高温处理前12 h进行SA叶片喷雾处理, 处理浓度设50、100、150和200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 共4个梯度, 以清水处理作为对照(CK), 每个浓度处理5株, 重复3次。喷雾时以叶片上液滴欲滴为度。

高温处理: 将经SA预处理和清水对照植株放入温度为40 °C/35 °C(昼/夜)、相对湿度为70%、光照强度为300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、光周期为14 h/10 h的人工气候箱中处理24 h。

3 测定方法

在高温胁迫处理后取样。光合特性的测定取第5片真叶, 每处理测定3株, 重复3次; 理化指标测定采用混合取样法, 分别剪取每株的第4~6片真叶,

去除主叶脉、剪碎混合后用于测定其相应的耐热性指标。

电解质渗透率采用Bante 520便携式电导仪(上海理达仪器厂生产)测定, 丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法(Larkindale等2005)测定, 可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定, 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G-250法(李玲2009)测定, 游离脯氨酸含量采用酸性茚三酮显色法测定(中国科学院上海植物生理研究所1999), SOD活性和POD活性分别采用氮蓝四唑(NBT)显色法和愈创木酚法测定(Parida和Jha 2010)。光合特性中各指标采用Li-6400 (Li-Cor, Inc, 美国)便携式光合作用测定系统测定。

4 数据分析

实验数据采用Excel进行处理, 采用DPS6.0统计软件进行方差分析和差异显著性检验。

实验结果

1 外源SA预处理对高温胁迫下白菜叶片脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

测定结果(表1)发现, SA预处理对高温胁迫后白菜叶片脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量有明显影响。随着SA预处理浓度的提高, 白菜在高温胁迫24 h后, 脯氨酸含量在2个品种中表现出先降后升的趋势, 并均低于对照, 而可溶性糖和可溶性蛋白含量则表现出相反的趋势, 即先升高再降低的趋势, 但均高于对照。在SA预处理浓度为50和100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, ‘夏帝’脯氨酸含量均显著低于对照, 而‘苏州青’脯氨酸含量则极显著低于对照; 在SA预处理浓度为150和200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, ‘夏帝’脯氨

表1 外源SA预处理对高温胁迫下白菜幼苗脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Table 1 Effects of exogenous SA pretreatment on the contents of proline, soluble sugar and protein in pakchoi seedlings under high temperature stress

SA浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$	脯氨酸含量/ $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (DW)		可溶性糖含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (DW)		可溶性蛋白含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (DW)	
	‘夏帝’	‘苏州青’	‘夏帝’	‘苏州青’	‘夏帝’	‘苏州青’
0	34.12±1.62	55.25±2.81	17.33±0.47	16.94±0.19	43.07±3.13	42.33±3.37
50	29.17±2.26*	39.63±0.98**	19.94±0.19*	25.24±1.16**	45.85±7.13	49.44±4.72*
100	27.38±1.23*	38.85±1.82**	20.82±0.96*	26.62±0.48**	48.81±1.19	50.97±3.61*
150	30.38±1.84	48.01±1.57*	20.13±0.24*	26.18±0.58**	52.51±0.80*	51.51±1.64*
200	32.33±4.03	49.50±3.43*	19.59±0.83*	23.30±1.08*	44.82±0.83	45.70±3.39

*和**分别表示同一列中处理与对照差异达0.05和0.01显著水平。

酸含量较对照低,但未达显著水平,而‘苏州青’脯氨酸含量仍显著低于对照。经过 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA预处理后,‘夏帝’叶片可溶性蛋白含量显著高于对照,其他3个浓度处理与对照无显著差异;除了 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA预处理外,其他3个浓度的SA预处理后,‘苏州青’叶片的可溶性蛋白含量均显著高于对照。‘夏帝’可溶性糖含量经各浓度SA处理后均显著高于对照,并在浓度为 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最大,比对照增加了20.23%;而‘苏州青’中可溶性糖含量除在 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 浓度的SA处理下显著高于对照,在其他各浓度下均极显著高于对照。说明在高温胁迫下,SA预处理对‘苏州青’的影响效果比‘夏帝’更加明显。

2 外源SA预处理对高温胁迫下白菜幼苗SOD和POD活性的影响

不同浓度的SA预处理对高温胁迫24 h后白菜叶片SOD活性有明显的影响。SA预处理浓度在 $0\sim 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内,2个品种叶片中SOD活性随SA浓度的升高而增加,在 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时达到最大值,‘夏帝’和‘苏州青’分别比对照升高了3.26%和7.75%,后者达到显著水平(图1-A)。在 $100\sim 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的范围内,SOD活性随SA浓度的升高而下降,‘夏帝’下降幅度高于‘苏州青’,在 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时‘夏帝’叶片SOD活性反而比对照降低了4.17%,而‘苏州青’虽有所下降,但仍高于对照。

不同浓度SA预处理并经过24 h高温胁迫后,2个白菜品种叶片POD活性均有所上升(图1-B)。

‘夏帝’叶片POD活性随着SA预处理浓度的提高而上升,并在 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理时达到最大值,之后则有所下降,但仍极显著高于对照,其中除了 $50\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理与对照无显著差异外,其他3个浓度处理均极显著高于对照;‘苏州青’叶片POD活性随SA预处理浓度的提高而持续增加,各处理浓度均极显著高于对照。

以上结果说明一定浓度的SA预处理可以提高白菜品种SOD和POD活性,以增强对高温胁迫的防御能力。而且,SA预处理的这种效果在不耐热品种‘苏州青’中表现得更为明显。

3 外源SA预处理对高温胁迫下白菜幼苗电解质渗透率和MDA含量的影响

植物受到高温伤害后,叶片质膜透性会发生改变,胞内电解质扩散出细胞,此时测定细胞电解质渗透率可以反映高温胁迫造成的质膜伤害程度。从图2-A可以看出,无论是白菜品种‘夏帝’还是‘苏州青’,经过SA预处理的植株在高温胁迫24 h后叶片电解质渗透率均极显著低于未经SA预处理的对照,而且‘苏州青’电解质渗透率下降程度较‘夏帝’更加明显。经过SA预处理的白菜品种‘夏帝’在高温胁迫24 h后叶片MDA含量均有不同程度的下降,而且除了 $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA处理外,其他3个处理其MDA含量均显著低于对照(图2-B);经过SA预处理的白菜品种‘苏州青’在高温胁迫24 h后叶片MDA含量的下降程度更大,与对照存在显著($200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理)或极显著差异。这说明不耐

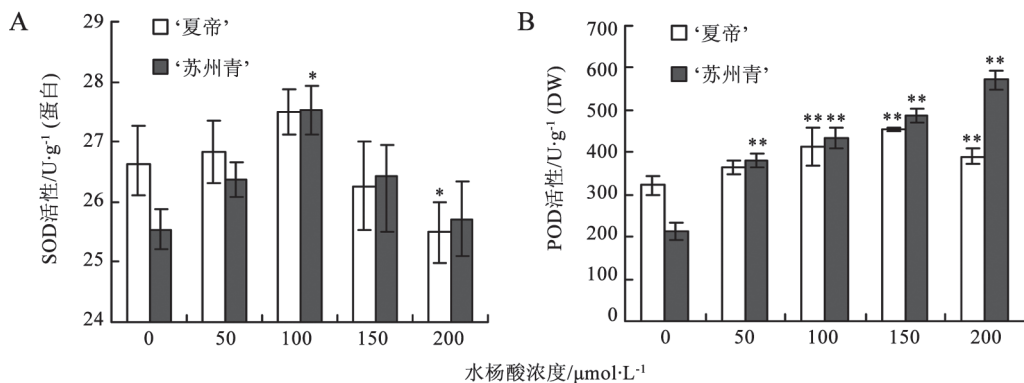


图1 外源SA预处理对高温胁迫下白菜幼苗SOD (A)和POD (B)活性的影响

Fig.1 Effects of exogenous SA pretreatment on the activities of SOD (A) and POD (B) in pakchoi seedlings under high temperature stress

*和**分别表示各品种SA处理与清水对照差异达0.05和0.01显著水平,下同。

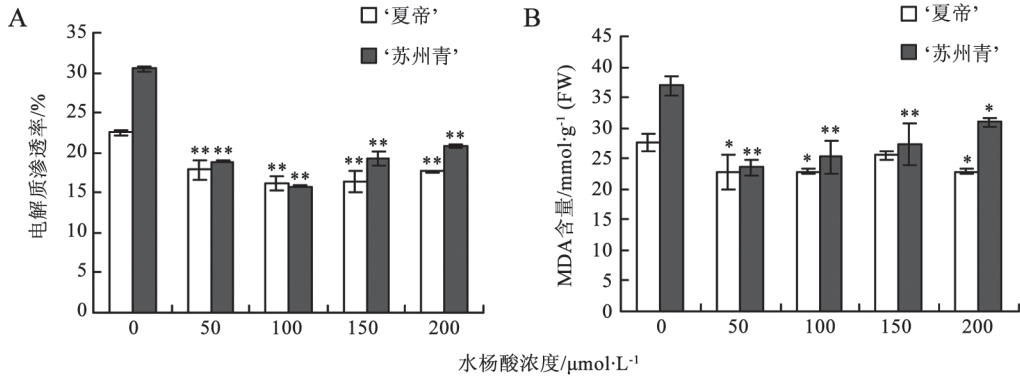


图2 外源SA预处理对高温胁迫下白菜幼苗电解质渗透率(A)和MDA含量(B)的影响

Fig.2 Effects of exogenous SA pretreatment on the electrolyte leakage (A) and MDA content (B) in pakchoi seedlings under high temperature stress

热的白菜品种‘苏州青’对高温胁迫的防御能力明显弱于耐热品种‘夏帝’,而SA预处理可以通过提高质膜的热稳定性,有效地缓解高温对白菜造成的质膜伤害。

4 外源SA预处理对高温胁迫下白菜植株光合特性的影响

从图3-A可以看出,经SA预处理过的2个白菜

品种在高温胁迫24 h后其 P_n 均有所下降,其中,品种‘苏州青’的下降程度大于品种‘夏帝’;白菜品种‘夏帝’经低浓度(50~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) SA预处理、高温胁迫24 h后 P_n 的降低程度较大,与对照达显著水平,而经150~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA预处理时, P_n 下降幅度较小,与对照无显著差异;在SA预处理浓度为150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,‘苏州青’ P_n 与对照存在极显著差

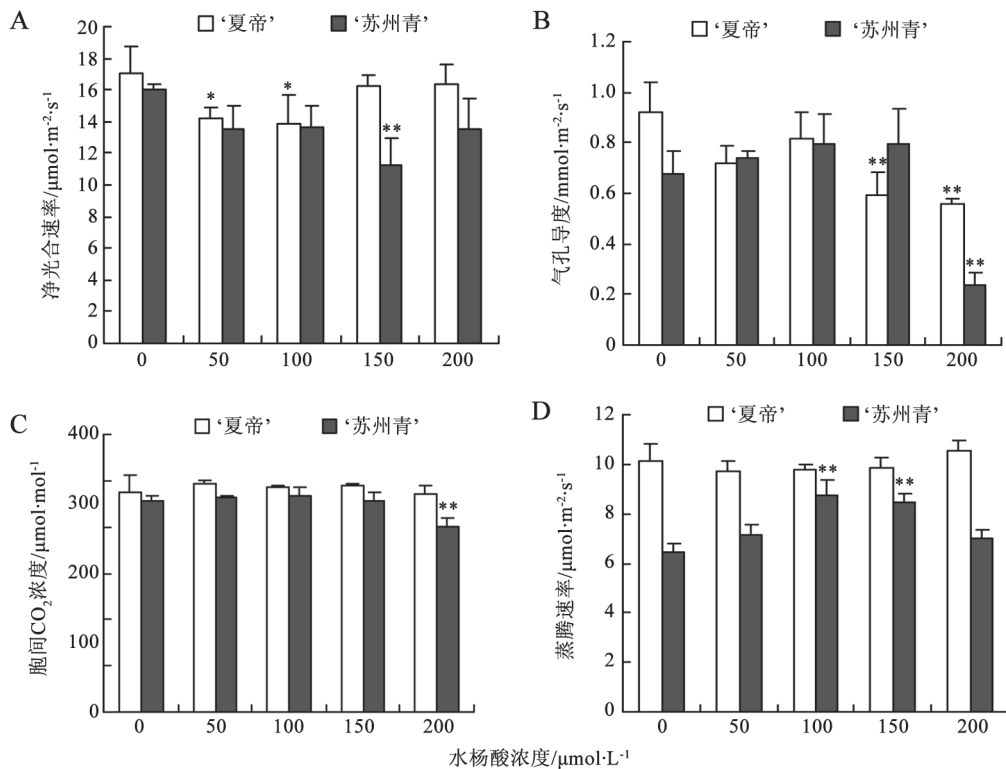


图3 外源SA预处理对高温胁迫下白菜植株 P_n (A)、 G_s (B)、 C_i (C)和 T_r (D)的影响

Fig.3 Effects of exogenous SA pretreatment on P_n (A), G_s (B), C_i (C) and T_r (D) in pakchoi under high temperature stress

异,而在其他各浓度处理下,其 P_n 与对照差异不显著。SA预处理的‘夏帝’其叶片气孔导度 G_s 均较对照有所下降,且150~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理时其 G_s 与对照存在极显著差异;经50~150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA预处理的‘苏州青’其 G_s 与对照差别不大,而200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理时其 G_s 极显著低于对照(图3-B)。图3-C表明不同浓度SA预处理的白菜植株在高温胁迫24 h后,叶片胞间 CO_2 浓度变化不大,只有‘苏州青’200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA预处理除外(该处理其 C_i 极显著低于对照)。此外,不同浓度SA预处理的白菜品种‘夏帝’在高温胁迫24 h后,其叶片蒸腾速率 T_r 与对照较为接近,而白菜品种‘苏州青’其 T_r 则先升高再降低,在经100和150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理时其 T_r 极显著高于对照(图3-D)。可见,不耐热品种‘苏州青’经过SA预处理后,高温胁迫对其 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 的影响大于耐热品种‘夏帝’。

讨 论

大量研究认为,高温条件下可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量的高低能够反映植物对逆境的适应程度,其变化可以作为作物耐热性评价和筛选的指标(刘维信和曹寿椿1992; Ashraf等1994)。可溶性蛋白含量的提高可以增加细胞的渗透势和功能蛋白(如热激蛋白)的数量,有助于维持细胞正常的代谢,提高植物的抗逆性(吴桂容和严重玲2006)。可溶性糖可调节组织的渗透势,能够维持膜的完整性。本试验结果表明,经SA预处理后,高温胁迫使得2个白菜品种中可溶性糖和可溶性蛋白含量均出现不同程度的升高,这说明SA处理通过增加渗透调节物质的积累来提高白菜植株的渗透调节能力,从而有利于提高机体对高温伤害的抵抗能力。且SA预处理对不耐热的‘苏州青’品种的影响比耐热性的‘夏帝’更加显著,说明在高温胁迫下,耐热性品种具有较强的自身调节能力以适应高温逆境的胁迫,而不耐热品种的自身调节能力较弱,更多地需要外源物质的辅助作用以适应高温逆境。这与李胜和刘建辉(2009)在西葫芦上的研究结果一致。

脯氨酸是植物抵抗高温胁迫的另一种重要化合物。有研究表明,在逆境胁迫下植物体脯氨酸含量升高以适应高温环境(Abrahám等2003)。本试

验发现耐热性较强的白菜品种‘夏帝’其脯氨酸含量低于耐热性较弱的白菜品种‘苏州青’,而且经SA预处理后的2个白菜品种脯氨酸含量明显降低,这与Idrees等(2011)在盐胁迫下经SA预处理后的结果相反。这可能是由于SA对不同逆境的信号转导机理不同,体内的脯氨酸存在一定的差异;也可能是由于SA促进脯氨酸与细胞内的一些化合物发生反应,形成类似亲水胶体的聚合物,以增强机体对高温的抗性。

细胞膜系统是热损害和抗热系统的中心,细胞质膜的热稳定性反映了植物的耐热能力。大量研究(Asthir等2009; Parida和Jha 2010)表明,高温胁迫下质膜会发生过氧化作用,使体内积累大量的过氧化产物(MDA),同时质膜透性发生改变,胞质外渗量增加,组织浸出液中电解质浓度随之增高,电解质渗透率升高。因此,MDA含量和电解质渗透率常用来反映质膜的过氧化程度,用作抗热性鉴定的指标。本试验发现未喷施SA时,高温胁迫下2个白菜品种中MDA和电解质渗透率较高,而喷施SA后的2个白菜品种其MDA含量和电解质渗透率均显著降低,说明SA预处理可以有效缓解高温对白菜质膜造成的伤害,提高了整个植株的耐热性。这与前人在南瓜(王开冻等2009)、百合(陈秋明等2008)、玉米(杜朝昆等2005)等植物方面的研究结果一致。

抗氧化酶活性与植物活性氧代谢直接相关,其活性水平间接地反映了植物抗高温胁迫的能力。超氧化物歧化酶(SOD)是植物体内超氧阴离子自由基的专一清除剂,过氧化物酶(POD)是清除细胞质和质膜 H_2O_2 的主要酶之一,可通过自身的消耗清除因代谢失调引起的 H_2O_2 。一些研究发现通过外施SA可以调节抗氧化酶的活性,从而增强植物对非生物胁迫的抗性(Li和van Staden 1998; He等2005)。Asthir等(2009)发现在高温胁迫下,小麦经100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA预处理, SOD和POD活性都出现不同程度的升高,且在不耐热小麦品种中表现出更高的升幅。本试验发现,2个白菜品种经低浓度(50~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)的SA预处理后明显提高SOD和POD活性,且在不耐热品种中的升幅高于耐热品种,说明SA预处理可以明显诱导其对高温的抗性,且不耐热品种‘苏州青’对环境胁迫更加敏

感。但在SA浓度为200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 白菜品种‘夏帝’其SOD活性却明显受到抑制, 而POD活性却持续增加。这表明作为抗氧化系统第一道防线的SOD在高SA浓度下已受到伤害, 可能在时间和空间上优于POD活性的变化, 这与Larkindale和Huang (2004)和He等(2005)的研究结果一致。

光合作用是植物物质转化和能量代谢的关键, 高温胁迫对其影响很大。植物在盐胁迫(Nazar等2011)和高温胁迫(Wang等2010)下 P_n 下降, 而经SA预处理后, 能够减缓 P_n 的下降速率。本试验发现, 白菜经一定浓度的SA预处理后进行24 h的高温胁迫, ‘夏帝’中 P_n 比对照稍有降低, ‘苏州青’中 P_n 比对照明显降低; 而 G_s 和 T_r 在2个品种中表现出相反的变化趋势; 此外, 除了‘苏州青’在200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理下 C_i 略有降低外, 其他所有处理条件下, C_i 均未表现出显著的变化。高温胁迫下‘夏帝’的 T_r 明显高于‘苏州青’, 说明耐热品种自身可以通过提高蒸腾速率来调节体温和矿质盐的运转, 从而减轻高温的伤害; ‘苏州青’在经SA处理后, P_n 、 T_r 和 C_i 的变化幅度明显高于同浓度处理的‘夏帝’品种, 意味着SA对不耐热品种的诱导效果优于耐热性品种。在0~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 范围内, SA预处理可以促进‘苏州青’ G_s 、 C_i 和 T_r 的升高, 而在高浓度下, G_s 、 C_i 和 T_r 却出现下降趋势, 这可能是由于在高温胁迫下低浓度的SA能够促进白菜叶片叶绿体中与光合作用有关的酶类活性(如RuBP羧化酶/加氧酶等), 而高浓度的SA抑制这些酶类的活性(Pancheva等1996; Ananieva等2002)。SA预处理对不同白菜品种高温胁迫下光合特性的影响机理还有待进一步研究。

参考文献

- 陈秋明, 尹慧, 李晓艳, 义鸣放(2008). 高温胁迫下外源水杨酸对百合抗氧化系统的影响. 中国农业大学学报, 13 (2): 44~48
- 陈以博, 侯喜林, 陈晓峰(2010). 不结球白菜幼苗耐热性机制初步研究. 南京农业大学学报, 33 (1): 27~31
- 杜朝昆, 李忠光, 龚明(2005). 水杨酸诱导的玉米幼苗适应高温和低温胁迫的能力与抗氧化酶系统的关系. 植物生理学通讯, 41 (1): 19~22
- 李玲(2009). 植物生理学模块实验指导. 北京: 科学出版社, 54~55
- 李胜, 刘建辉(2009). 外源水杨酸对西葫芦幼苗耐热性的影响. 安徽农业科学, 37 (7): 2848~2850
- 刘维信, 曹寿椿(1992). 高温对不结球白菜细胞膜透性过氧化物酶活性等的影响. 南京农业大学学报, 15 (3): 115~117
- 王开冻, 颜志明, 马卫军, 魏跃, 解振强, 王全智(2009). 水杨酸对高温胁迫下南瓜幼苗生理化的影响. 浙江农业科学, (1): 42~47
- 吴桂容, 严重玲(2006). 镉对桐花树幼苗生长及渗透调节的影响. 生态环境, 15 (5): 1003~1008
- 徐如强, 孙其信, 张树榛(1998). 小麦耐热性研究现状与展望. 中国农业大学学报, 3 (3): 33~40
- 许桂芳, 张朝阳(2009). 高温胁迫对4种珍珠菜属植物抗性生理生化指标的影响. 中国生态农业学报, 17 (3): 565~569
- 中国科学院上海植物生理研究所(1999). 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 303
- Abrahám E, Rigó G, Székely G, Nagy R, Koncz C, Szabados L (2003). Light-dependent induction of proline biosynthesis by abscisic acid and salt stress is inhibited by brassinosteroid in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 51: 363~372
- Ananieva EA, Alexieva VS, Popova LP (2002). Treatment with salicylic acid decreases the effects of paraquat on photosynthesis. *J Plant Physiol*, 159: 685~693
- Ashraf M, Saeed MM, Qureshi MJ (1994). Tolerance to high temperature in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) at initial growth stages. *Environ Exp Bot*, 34 (3): 275~283
- Asthir B, Kaur S, Mann SK (2009). Effect of salicylic and abscisic acid administered through detached tillers on antioxidant system in developing wheat grains under heat stress. *Acta Physiol Plant*, 31: 1091~1096
- Fariduddin Q, Hayat S, Ahmad A (2003). Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity and seed yield in *Brassica juncea*. *Photosynthetica*, 41: 281~284
- Freeman JL, Garcia D, Kim D, Hopf A, Salt DE (2005). Constitutively elevated salicylic acid signals glutathione-mediated nickel tolerance in *Thlaspi* nickel hyperaccumulators. *Plant Physiol*, 137: 1082~1091
- He YL, Liu YL, Cao WX, Huai MF, Xu BG, Huang B (2005). Effects of salicylic acid on heat tolerance associated with antioxidant metabolism in Kentucky bluegrass. *Crop Sci*, 45: 988~995
- Idress M, Naeem M, Aftab T, Khan MMA, Moinuddin (2011). Salicylic acid mitigates salinity stress by improving antioxidant system and enhances vincristine and vinblastine alkaloids production in periwinkle [*Catharanthus roseus* (L.) G. Don]. *Acta Physiol Plant*, 33: 987~999
- Janda T, Szalai G, Tari I, Páldi E (1999). Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.). *Planta*, 208: 175~180
- Larkindale J, Hall JD, Knight MR, Vierling E (2005). Heat stress phenotypes of *Arabidopsis* mutants implicate multiple signaling pathways in the acquisition of thermotolerance. *Plant Physiol*, 138: 882~897
- Larkindale J, Huang BR (2004). Thermotolerance and antioxidant systems in *Agrostis stolonifera*: involvement of salicylic acid, abscisic acid, calcium, hydrogen peroxide, and ethylene. *J Plant Physiol*, 161: 405~413
- Li L, van Staden J (1998). Effects of plant growth regulators on the antioxidant system in callus of two maize cultivars subjected to water stress. *Plant Growth Regul*, 24: 55~66
- Nazar R, Iqbal N, Syeed S, Khan NA (2011). Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under salt stress by enhancing nitro-

- gen and sulfur assimilation and antioxidant metabolism differentially in two mungbean cultivars. *J Plant Physiol*, 168: 807~815
- Pancheva TV, Popova LP, Uzunova AN (1996). Effects of salicylic acid on growth and photosynthesis in barley plants. *J Plant Physiol*, 149: 57~63
- Parida AK, Jha B (2010). Antioxidative defence potential to salinity in the euhalophyte *Salicornia brachiata*. *J Plant Growth Regul*, 29: 137~148
- Rivas-San Vicente M, Plasencia J (2011). Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *J Exp Bot*, 62 (10): 3321~3338
- Wang LJ, Fan L, Loescher W, Duan W, Liu GJ, Cheng JS, Luo HB, Li SH (2010). Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves. *BMC Plant Biol*, 10: 34
- Yang ZM, Wang J, Wang SH, Xu LL (2003). Salicylic acid-induced aluminum tolerance by modulation of citrate efflux from roots of *Cassia tora* L. *Planta*, 217: 168~174